

Le problème des formes orange chez *Zygaena ephialtes* (L.)

par

Paul BOVEY

Institut d'Entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale, Zurich.

Avec 1 planche en couleurs hors texte.

A mon ancien maître, collègue et ami, le professeur J. Seiler, à l'occasion de son 80^e anniversaire, en témoignage de reconnaissance et en souvenir de six années de bon voisinage à l'Ecole polytechnique fédérale (1950-1956).

1. INTRODUCTION

Dans deux brèves notes (BOVEY, 1942 et 1948), nous avons exposé les résultats préliminaires des croisements interraciaux qui nous avaient conduit à postuler un déterminisme génétique à l'occurrence de formes orange chez *Zygaena ephialtes*.

Au moment de la publication de la seconde note (1948), seule une fraction de la descendance des croisements réalisés était parvenue à l'état adulte et nous n'avions donné qu'un aperçu très général sur la proportion des papillons des trois types de coloration obtenus jusqu'alors, en précisant que les résultats détaillés paraîtraient « dans une publication ultérieure ».

Les tâches d'enseignement qui nous furent confiées dès 1950 à l'Ecole polytechnique fédérale et l'orientation des recherches dans laquelle s'engagea notre Institut nous conduisirent, faute de temps,

à abandonner les études génétiques que nous avions poursuivies à Lausanne dès 1931, principalement durant nos heures de loisirs.

Des possibilités nouvelles ayant permis la reprise de ces recherches, nous sommes amené à publier, après plus de dix années, les résultats des expériences conduites dès 1942 en vue de préciser le déterminisme de la coloration orange chez *Z. ephialtes*.

Il nous est agréable de rappeler ici que l'étude de cette intéressante espèce, qui fit l'objet de notre thèse de doctorat (BOVEY, 1941) conduite sous sa direction, nous a été suggérée par notre collègue et ami, le professeur R. Matthey, directeur de l'Institut de zoologie de l'Université de Lausanne.

Nous le remercions du constant intérêt qu'il a porté à ces recherches et de l'aide précieuse qu'il nous a prêtée en prenant soin, à plusieurs reprises de 1940-45 durant nos périodes militaires, de certains des élevages qui font l'objet de ce travail. Pour de semblables services, notre frère, René Bovey, docteur ès sciences, a également droit à notre reconnaissance.

Plusieurs entomologistes étrangers nous ont procuré quelques-unes des souches utilisées dans cette étude et nous tenons à remercier tout particulièrement notre collègue et ami, le Dr Eric Kirchberg, de Koblenz, M. Otto Muhr, de Vienne, et à adresser une pensée de reconnaissance à la mémoire de M. L. Le Charles (Paris).

La publication de la planche en couleurs qui illustre ce travail est due à la générosité de la fondation Robert Biedermann-Mantel.

2. LES FORMES ORANGE AU SEIN DU LINNEON *Z. EPHIALTES*

Zygaena ephialtes (Linné) est sans conteste l'une des espèces les plus remarquablement polymorphes du grand genre dont elle fait partie ¹.

Dans sa vaste aire de répartition qui s'étend de la côte atlantique de la France jusqu'à la Sibérie occidentale (gouv. de Tomsk) (HOLIK und SHELJUZHKO, 1958), du 56^e degré de latitude nord

¹ A l'exemple d'ALBERTI (1958), nous maintenons notre espèce dans le grand genre *Zygaena* que FORSTER et WOHLFARTH (1960) ont récemment fragmenté sans raisons suffisantes, ne laissant subsister dans l'ancien genre que l'espèce type *filipendulae* (L.).

jusqu'aux rivages de la Méditerranée, l'espèce est représentée par douze formes principales que relient une série d'intermédiaires et auxquelles on a rattaché des aberrations secondaires plus ou moins caractérisées.

Les douze formes se distinguent facilement les unes des autres par la nature et la répartition sur les ailes d'un pigment coloré, rouge ou jaune, qui caractérise également l'anneau du 5^e segment abdominal.

Chez les formes éphialtoïdes, le pigment coloré est localisé sur les taches basilaires de l'aile antérieure, tandis que chez les formes peucédanoïdes il envahit toutes les taches de l'aile antérieure et la surface presque complète de l'aile postérieure, n'y laissant subsister qu'une étroite bande marginale noire.

Ces douze formes principales constituent ainsi quatre groupes parallèles deux à deux, la différenciation au sein de chaque groupe reposant sur le nombre des taches des ailes antérieures et postérieures. Elles sont énumérées dans le tableau I (page 198) qui situe également les formes orange par rapport à elles. (Voir également BOVEY, 1941, pages 10 et suivantes).

Après avoir repris, dès 1931 et sur une base plus large, les expériences préliminaires de BURGEFF (1921) qui le premier fit connaître la nature génétique de cette variabilité, nous avons montré, à la suite d'une série de croisements réalisés à partir de souches peucédanoïdes rouges du pied du Jura vaudois (Chésérèx et Promenthoux), éphialtoïdes rouges de Martigny (Valais) et éphialtoïdes jaunes de Fischamend près de Vienne (Autriche), que les caractères distinctifs de ces quatre groupes de formes devaient être interprétés selon le schéma du dihybridisme, le type peucédanoïde (PP) dominant le type éphialtoïde (pp), le type rouge (RR) dominant le type jaune (rr) (BOVEY, 1941).

Nous avons par ailleurs reconnu que le caractère *bipunctata* (deux points blancs sur l'aile postérieure) domine *unipunctata*. Par contre, le mécanisme de la transmission des caractères *sex*-et *quinque-maculata* (six ou cinq taches sur l'aile antérieure) ne put être précisé bien que l'effet d'une sélection génétique ait été manifestement mis en évidence dans plusieurs croisements.

Le point caractéristique de l'aile postérieure des formes éphialtoïdes subsiste chez les formes peucédanoïdes, normalement masqué par le pigment rouge ou jaune qui envahit son emplacement, mais

bien visible par transparence. Il réapparaît nettement chez les formes intermédiaires entre les peucédanoïdes et éphialtoïdes typiques (ab. *günneri* Hirschke, *metzgeri* Hirschke, *nigroictérica* Holik et *nigroaecus* Burgeff.), lorsque le pigment mélanique réenvahit à partir de sa bordure la surface de l'aile postérieure (v. BOVEY, 1941; pl. I, fig. 13, 14, 16, 17, 28, 29, 34, 35 et 40).

Par croisement de formes peucédanoïdes unipunctata avec des formes éphialtoïdes bipunctata, nous avons réalisé la synthèse de formes peucédanoïdes bipunctata qui n'ont jamais été signalées dans la nature, ce qui trouve son explication dans le fait que les formes éphialtoïdes porteuses du gène dominant bipunctata (B) (f. *sophiae*, *aemilii*, *flavobipunctata* et *wutzdorffi*) y sont assez rares et en général isolées géographiquement des formes peucédanoïdes. Mais, potentiellement, à chaque forme peucédanoïde unipunctata décrite peut correspondre une forme peucédanoïde bipunctata¹.

Bien que nous ayons manifestement affaire chez cette espèce à un cas de variabilité discontinue, les formes caractéristiques de ces quatre groupes sont cependant reliées par des formes intermédiaires qui ont été décrites et nommées. Les ab. rouges *günneri* Hirschke, *metzgeri* Hirschke, et jaunes *nigroictérica* Holik et *nigroaecus* Burgeff, intermédiaires entre les types éphialtoïde et peucédanoïde, sont caractérisées, par rapport à ce dernier, par une régression du pigment coloré vers la base de l'aile postérieure et par des taches 4 à 6 de l'aile antérieure plus ou moins mêlées d'écailles blanches.

Si des f. *günneri* et *metzgeri* peuvent apparaître comme modifications, assez rares d'ailleurs, au sein de populations peucédanoïdes rouges pures², ces formes intermédiaires ont surtout été observées au sein de populations mélangées, dans les zones de contact des complexes nordique peucédanoïde et méridional éphialtoïde. Leurs caractères relèvent alors de leur hétérozygotie (Pp), ce que BURGEFF (1924) notait déjà avec pertinence, après avoir observé que

¹ Du fait qu'elles n'ont jamais été observées dans la nature, il nous a paru superflu de les nommer. Il suffit de les caractériser en recourant à la nomenclature de VORBRÖDT (1914) qui consiste à faire suivre le nom de la forme correspondante du terme *bipunctata*. Deux f. *athananthae-bipunctata* et une f. *peucedani-bipunctata* sont reproduites fig. 37 à 39 de la planche en couleurs de ma thèse.

² On ne connaît pas de populations peucédanoïdes jaunes pures (v. BOVEY, 1941, pp. 80-81).

si elles se reliaient graduellement au type peucedanoïde, il y avait un hiatus entre elles et le type éphialtoïde correspondant ¹.

Beaucoup moins fréquemment sont apparues, au sein de quelques populations mélangées, des formes intermédiaires entre les types rouges et jaunes, caractérisées par une coloration orange reconnaissable dès l'éclosion ².

OCHSENHEIMER (1808) est sans doute le premier auteur qui ait signalé chez *Z. ephialtes* l'occurrence de la coloration orange. A la page 75 du volume II de son classique ouvrage « Die Schmetterlinge von Europa », il écrit à propos de *Z. peucedani* ³: « Ein Weib der *Z. peucedani* das ich besitze hat orange-gelbe Hinterflügel, die Flecken der vorderen, die an der Wurzel ausgenommen, sind fleischfarben. »

Mais il faut attendre près d'un siècle pour qu'à la suite d'observations plus abondantes sur l'apparition de formes typiquement orange au sein de quelques populations d'Europe centrale, on s'avise de les décrire et de les nommer.

En 1903, le lépidoptériste autrichien HIRSCHKE décrit dans une brève note, sous le nom d'ab. *aurantiaca*, la forme peucedanoïde orange qu'il observait depuis plusieurs années dans diverses stations du massif de l'Hochschwab en Styrie (Autriche).

Cette désignation concernait aussi bien les formes à 5 qu'à 6 taches, les premières étant les plus abondantes. Deux ans plus tard, il parut opportun de séparer les deux formes. Le nom d'*aurantiaca* restant réservé à la f. *5-maculata*, HIRSCHKE (1905) proposa de désigner la f. *6-maculata* sous le nom d'ab. *prinzi*.

Les formes éphialtoïdes orange apparaissent moins frappantes en raison de la localisation restreinte du pigment coloré. Les deux

¹ « Sie gehören deshalb mehr dem peucedanoiden Typus an und sind wahrscheinlich nicht anderes als Heterozygote (Pp Tiere), bei denen eine unvollkommene Dominanz des Ausdehnungsfaktors, resp. ein intermediäres Verhalten bezüglich dieses Merkmales vorliegt » (BURGEFF, 1921), ce que nos croisements antérieurs ont confirmé (BOVEY, 1941, pp. 39 et 40).

² Au cours de la vie imaginale, la coloration rouge peut s'atténuer sous l'influence de facteurs abiotiques et tendre vers l'orange (KITZ, 1912). Ces pseudo-aberrations ne doivent pas être confondues avec les vraies formes orange. A ce propos, HOLIK (1908) relève que l'on trouve souvent dans les collections de ces pseudo-aberrations figurant sous les noms des aberrations orange.

³ OCHSENHEIMER, qui avait nettement reconnu la parenté spécifique des f. rouges et jaunes, maintenait encore dans deux espèces, *Z. peucedani* (Esp.) et *Z. ephialtes* (L.), les formes peucedanoïdes et éphialtoïdes.

formes *unipunctata* ont été observées dans quelques populations mélangées et décrites sous les noms d'ab. *pseudocoronillae* Holik et d'ab. *pseudotrigonellae* Burgeff. Au cours des croisements qui font l'objet de ce travail, j'ai réalisé la synthèse des deux formes *bipunctata* correspondantes que j'ai décrites dans une courte note (BOVEY, 1950) et nommées f. *mattheyi* et f. *burgeffi*.

Le tableau I, extrait de cette note, situe ces six formes orange par rapport aux douze formes principales rouges et jaunes.

TABLEAU I

Formes	rouges	orange	jaunes
Peucedanoïdes <i>6-maculata</i> <i>5-maculata</i>	<i>peucedani</i> ESP. <i>athamanthae</i> ESP.	prinzi HIRSCHKE aurantiaca HIRSCHKE	<i>icterica</i> LED. <i>aeacus</i> ESP.
Ephialtoïdes <i>6-maculata-unipunctata</i> <i>5-maculata-unipunctata</i>	<i>ephialtes</i> L. <i>medusa</i> PALL.	pseudocoronillae HOL. pseudotrigonellae BGFF.	<i>coronillae</i> ESP. <i>trigonellae</i> ESP.
<i>6-maculata-bipunctata</i> <i>5-maculata-bipunctata</i>	<i>sophiae</i> FAVRE <i>aemilii</i> FAVRE	mattheyi BOVEY burgeffi BOVEY	<i>flavobipunctata</i> FAVRE <i>wutzdorffi</i> HIRSCHKE

Comme nous l'avons relevé plus haut, les formes orange n'apparaissent, toujours en petit nombre, qu'au sein de quelques populations mélangées. Nous préciserons leur répartition géographique après l'exposé de la partie expérimentale de ces recherches dont les résultats expliquent précisément les raisons de leur étroite localisation ¹.

¹ En 1959, un lépidoptériste amateur polonais, ANTONI DRYJA †, a publié les résultats de recherches génétiques qu'il a poursuivies durant trente-deux années (1910-1942) dans l'ignorance complète des premiers travaux de BURGEFF (1921) et des nôtres (1931-1948). Il a effectué de nombreux croisements entre individus de populations et races différentes et obtenu également des formes orange. Ses résultats sont dans l'ensemble une confirmation des nôtres, mais sur certains points de détail, ses interprétations demanderaient à être revues d'après l'examen de son matériel. Son volumineux mémoire, publié en polonais, avec bref résumé en anglais, témoigne d'un énorme travail, mais certains de ses résultats, non soumis à une analyse statistique, sont présentés sous une forme qui en rend l'étude difficile.

3. RECHERCHES PERSONNELLES

3.1. ORIGINE DES CES RECHERCHES.

C'est de façon toute fortuite que nous avons été amené à nous intéresser au problème du déterminisme de la coloration orange chez *Z. ephialtes*.

Dans les croisements qui firent l'objet de notre précédente étude (BOVEY, 1941), tous les hétérozygotes (Rr), issus de croisements entre les formes peucedanoïdes rouges du pied du Jura vaudois ou éphialtoïdes rouges de Martigny et les formes éphialtoïdes jaunes de Fischamend près de Vienne, accusèrent une dominance complète et constante du gène rouge. On pouvait en déduire, ce que nous fîmes, que la coloration jaune se trouvait conditionnée dans l'ensemble de l'aire par un seul gène à l'état homozygote, puisque récessif.

Désireux de vérifier si les résultats obtenus jusqu'alors seraient confirmés avec des souches de provenances différentes, nous effectuâmes le 27 juillet 1939 le croisement :

♀ *f. peucedani* (Berlin) × ♂ *f. coronillae* (Branson p. Martigny).

Si cet élevage n° 102, auquel de nombreuses absences ne nous permirent pas de vouer tous nos soins, ne nous donna en 1940 et 1941 que douze papillons, le résultat obtenu nous causa une vive surprise. Au lieu de voir apparaître 100% de f. rouges, nous obtînmes 3 ♀♀ et 3 ♂♂ conformes aux prévisions et 4 ♀♀ et 2 ♂♂ d'une belle teinte orangée, correspondant aux f. typiques *prinzi* et *aurantiaca*. Malheureusement, toutes nos tentatives de croisements à partir de ces individus furent vouées à l'insuccès.

En raison du grand intérêt de ces résultats inattendus, que nous crûmes devoir attribuer à l'origine nordique du parent peucedanoïde rouge (ssp. *borealis* Bgff), nous cherchâmes à renouveler cette expérience avec des souches nouvelles de même origine.

Avec le désir de reconstituer l'une d'elles (éphialtoïde jaune), nous nous rendîmes le 27 juin 1942, en compagnie du professeur

Matthey, dans la station de Branson (Valais) d'où provenait la ♀ f. *coronillae* de l'élevage 102.

Notre visite coïncidait avec le début de la période de vol de *Z. ephialtes* et quelle ne fut pas notre surprise d'y observer, à côté des formes éphialtoïdes rouges et jaunes caractéristiques de cette population (FAVRE, 1899; VORBRODT u. MUELLER-RUTZ, 1914) de belles formes orange *pseudocoronillae* et *pseudotrigonellae* fraîchement écloses qui n'avaient encore jamais été signalées en Suisse. Nous y capturâmes, à côté d'individus rouges et jaunes, 3 ♀♀ et 2 ♂♂ orange.

Une nouvelle visite, le 8 juillet, permit de capturer encore une ♀ orange, bien que le vol ait été moins intense.

La descendance des ♀♀ rouges, orange et jaunes capturées dans cette intéressante station nous fournit de précieuses indications, en même temps qu'elle constitua les souches utilisées pour des croisements ultérieurs.

En 1943, en dépit des difficultés de l'époque, nous eûmes la bonne fortune de pouvoir nous procurer de Silésie quelques cocons de peucedanoïdes rouges de la ssp. *borealis*. Avec trois femelles (f. *peucedani*) issues de ces cocons, nous avons pu réaliser à nouveau l'expérience de l'élevage 102 en les croisant avec trois mâles éphialtoïdes jaunes (un *coronillae* et deux *trigonellae*), ce qui fut fait dans la station même de Branson le 23 juillet.

Comme dans le cas précédent, et pour les mêmes raisons, nous ne pûmes vouer tous nos soins à l'élevage de ces trois croisements (n^{os} 112, 113, 114) dont les résultats furent numériquement faibles, mais néanmoins forts intéressants, car semblables à ceux de l'élevage 102. Conformément aux prévisions, tous les descendants de la F₁ étaient peucedanoïdes, mais représentés en proportion assez égale par des individus rouges et orange.

Ces résultats inattendus sont à l'origine des expériences que nous avons conduites jusqu'en 1950 et qui nous ont permis de préciser le déterminisme de cette phase orange chez *Z. ephialtes*.

3.2. RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

Nous résumons dans le tableau II, emprunté à notre note préliminaire (BOVEY, 1948), les résultats des quatre croisements susmentionnés.

TABLEAU II

Élevage n°	Parents	f. peucedanoïdes		χ^2
		rouges	orange	
102	♀ f. <i>peucedani</i> de Berlin × ♂ f. <i>coronillae</i> de Branson (29.7.39)	3 ♂ 3 ♀	2 ♂ 4 ♀	0
112	♀ f. <i>peucedani</i> de Silésie × ♂ f. <i>coronillae</i> de Branson (20.7.43)	— 2 ♀	1 ♂ 1 ♀	0
113	♀ f. <i>peucedani</i> de Silésie × ♂ f. <i>trigonellae</i> de Branson (20.7.43)	9 ♂ 5 ♀	5 ♂ 8 ♀	0,037
114	♀ f. <i>peucedani</i> de Silésie × ♂ f. <i>coronillae</i> de Branson (23.7.43)	4 ♂ 3 ♀	2 ♂ 2 ♀	0,818
	Total	16 ♂ 13 ♀ 29	10 ♂ 15 ♀ 25	0,296
	Proportion théorique pour 1:1	27	27	

Ces chiffres se passent de longs commentaires. Ils caractérisent avec une remarquable approximation ($\chi^2_{1;0,05} = 3,841$)¹ un croisement homo- hétérozygote et le fait que des formes orange soient apparues dans les quatre élevages atteste que le gène responsable de cette coloration devait se trouver fort répandu dans l'une des deux populations.

Mais dans laquelle se trouvait-il et comment expliquer l'occurrence de cette coloration orange ?

Trois hypothèses viennent à l'esprit.

¹ Pour les lecteurs qui ne sont pas familiarisés avec les méthodes statistiques et les tests de conformité, le critère du χ^2 (chi carré) ou critère de Pearson, qui rend de grands services dans la vérification expérimentale des lois mendéliennes, permet de juger si une distribution observée diffère ou non de façon significative de la distribution théorique. Pour caractériser la divergence entre les deux distributions on considère pour chaque classe l'écart quadratique réduit $(a - \alpha)^2$ où a est la fréquence absolue observée et α la fréquence absolue théorique. La somme des écarts quadratiques réduits pour l'ensemble des classes des deux distributions définit le paramètre $\chi^2 \cdot \left(\chi^2 = \sum \frac{(a_i - \alpha_i)^2}{\alpha_i} \right)$.

Si la valeur obtenue pour χ^2 est inférieure à celle qui correspond, dans la table de Pearson, à la limite de sécurité $P = 0,05$, pour le degré de liberté considéré (dans la plupart des cas examinés ici 1 ou 2) les différences observées peuvent être imputées au hasard. Les deux distributions ne diffèrent pas significativement. On peut admettre, avec un degré de certitude de 95%, que les fréquences observées sont conformes aux proportions mendéliennes.

Dans le cas contraire, il y a lieu de suspecter un désaccord entre les données expérimentales et l'hypothèse à tester.

La première consistait à admettre pour les trois types de coloration une série d'allélomorphes multiples telle que rouge domine orange qui domine jaune. Dans ces conditions, il fallait attribuer au parent peucédanoïde rouge de Berlin ou de Silésie la constitution hétérozygote. Nos résultats expérimentaux infirment cette hypothèse qu'un fait d'observation, à savoir l'absence totale de formes orange dans les populations peucédanoïdes du nord de l'Allemagne, rendait d'ailleurs invraisemblable. Une seconde hypothèse postulant l'existence de deux allélomorphes pour le rouge, l'un donnant avec le jaune récessif un hybride orange, l'autre un hybride rouge, ne résiste pas davantage à l'expérimentation. La découverte de formes orange dans la population mélangée de Branson nous conduisait d'ailleurs tout naturellement à voir dans le parent éphialtoïde jaune qui en provenait l'hétérozygote responsable de la double descendance des élevages 102, 112, 113 et 114.

Durant huit années consécutives, nous avons effectué une série de croisements de contrôle dont les résultats mettent en évidence l'existence de deux allélomorphes pour la coloration jaune, un gène fort et un gène faible, que nous avons désignés par les symboles r^J et r^j . Une série allélomorphique R, r^J, r^j conditionne ainsi les trois types de coloration. Rr^J donne un hybride orange, Rr^j un hybride rouge, les trois génotypes r^Jr^J, r^Jr^j et r^jr^j étant phénotypiquement identiques quant à l'aspect de la coloration.

Le matériel de départ des croisements de contrôle réalisés au cours de ces recherches a été constitué par la descendance des élevages cités (El. 112, 113 et 114) et par celle de 4 ♀♀ éphialtoïdes orange (El. 107 et 109), rouge (El. 108) et jaune (El. 110) capturées dans la station de Branson.

Ceux de ces croisements réalisés entre les formes peucédanoïdes et éphialtoïdes ont confirmé nos résultats antérieurs en ce qui concerne la ségrégation indépendante des gènes P et p , d'une part, et des gènes de coloration, d'autre part. Ils ne sont pas liés au sexe, donc localisés dans deux paires d'autosomes.

Dans l'exposé des résultats expérimentaux sur lesquels nous basons la conclusion formulée ci-dessus, nous nous bornerons donc à ne considérer que les types de coloration qui seuls nous intéressent ici.

Nous exposerons successivement les résultats des diverses combinaisons de croisements que nous avons pu réaliser.

3.2.1. *Croisements f. orange × f. orange.*

Si les formes orange correspondent à la formule Rr^J , les croisements de ce type, conformes au schéma suivant :

$\begin{array}{c} \delta \\ \backslash \\ \text{♀} \end{array}$	R	r^J
R	RR rouges	Rr^J orange
r^J	Rr^J orange	r^Jr^J jaunes

doivent donner une descendance composée de formes rouges, orange et jaunes dans la proportion 1:2:1, les formes rouges et jaunes étant homozygotes, ces dernières du type fort.

Les résultats de neuf croisements réalisés de 1944 à 1949 sont résumés dans le tableau III. Pour chaque élevage, nous faisons figurer: en chiffres gras, la fréquence absolue observée de chaque type, en chiffres ordinaires entre parenthèses, la fréquence théorique et dans la colonne de droite la valeur correspondante de χ^2 .

TABLEAU III
Croisements f. orange × f. orange

Elevage n°	Origine de l'élevage	Accouplement du	Descendance				χ^2 ($\chi^2_{2;0,05}$ = 5.991)
			totale	rouge	orange	jaune	
118	♀ peuc. orange 113 × ♂ éph. orange 107	21.6.44	75	19 (18.75)	39 (37.5)	17 (18.75)	0.226
121	♀ peuc. orange 113 × ♂ éph. orange 112	20.6.44	8	0 (2)	5 (4)	3 (2)	2.750
124	♀ éph. orange 118 × ♂ éph. orange 118	11.6.45	68	13 (17)	31 (34)	24 (17)	4.087
125	♀ éph. orange 116 × ♂ peuc. orange 113	10.6.45	50	15 (12.5)	23 (25)	12 (12.5)	0.680
127	♀ éph. orange 116 × ♂ éph. orange 116	11.6.45	30	7 (7.5)	16 (15)	7 (7.5)	0.133
135	♀ éph. orange 130 × ♂ éph. orange 130	3.6.46	23	4 (5.75)	14 (11.5)	5 (5.75)	1.173
147	♀ éph. orange 142 × ♂ éph. orange 142	22.5.48	19	7 (4.75)	7 (9.5)	5 (4.75)	1.736
158	♀ éph. orange 151 × ♂ peuc. orange 151	19.6.49	104	25 (26)	54 (52)	25 (26)	0.154
159	♀ peuc. orange 159 × ♂ peuc. orange 159	21.6.49	27	9 (6.75)	16 (13.5)	2 (6.75)	4.555
—	Total	—	404	99 (101)	205 (202)	100 (101)	0.094

Avec une satisfaisante approximation, les résultats de ces neuf élevages sont conformes aux prévisions théoriques et, pour le total, il y a une très remarquable conformité entre les deux distributions.

3.2.2. Croisements *f. orange* \times *f. jaune*.

Suivant que le parent jaune est un homozygote fort, un homozygote faible ou un hétérozygote, il y a dans cette catégorie trois possibilités dont deux ont pu être réalisées dans nos élevages.

a) *f. orange* \times *f. jaune fort*

Comme nous venons de le voir, l'élevage *f. orange* \times *f. orange* permet de reconstituer le génotype jaune fort ($r^J r^J$) qui croisé avec une *f. orange* doit donner 50% de *f. orange* et 50% de *f. jaune fort*.

Le seul élevage réalisé (n° 128 v. tableau IV) a donné des résultats remarquablement conformes à ces prévisions ($\chi^2 = 0,016$ p. $\chi^2_{1; 0.05} = 3,841$).

TABLEAU IV

Croisements f. orange \times *f. jaune*

Elevage n°	Origine de l'élevage	Accouplement du	Descendance				χ^2
			totale	rouge	orange	jaune	
128	a) <i>f. orange</i> \times <i>f. jaune fort</i>						$(\chi^2_{1; 0.05} = 3.841)$
	♀ éph. orange 116 \times ♂ éph. jaune fort 118	7.6.45	63	—	32 (31.5)	31 (31.5)	0.016
129	b) <i>f. orange</i> \times <i>f. jaune hétérozygote</i>						$(\chi^2_{2; 0.05} = 5.991)$
	♀ éph. jaune 115 ¹ ♂ peuc. orange 118	10.6.45	68	18 (17)	14 (17)	36 (34)	0.705
130	♀ éph. jaune 115 ¹ \times ♂ éph. orange 117	7.6.45	76	20 (19)	18 (19)	38 (38)	0.105

¹ L'élevage 115 est issu d'un croisement ♀ *éph. jaune* \times ♂ *éph. rouge* dont la descendance comprenait les trois phases de coloration, attestant ainsi l'hétérozygotie des deux parents (♀ $r^J r^j$ \times ♂ Rr^j) et celle de la moitié des descendants jaunes.

b) *f. orange* \times *f. jaune hétérozygote*

Les deux croisements de cette série (n^{os} 129 et 130, v. tableau IV) sont particulièrement démonstratifs en ce que l'hétérozygotie du parent jaune est mise en évidence par l'apparition des trois phases de coloration.

Selon le schéma suivant:

$\begin{array}{c} \diagdown \\ \varphi \end{array}$ δ	R	r^J
r^J	Rr^J orange	r^Jr^J jaune
r^j	Rr^j rouge	r^Jr^j jaune

ces croisements devaient donner des formes rouges, orange et jaunes dans la proportion 1: 1: 2, rouge étant hétérozygote et jaune représenté par 50% de génotypes forts et 50% d'hétérozygotes. Il y a dans chaque cas étroite conformité entre les deux distributions.

3.2.3. *Croisements f. orange* \times *f. rouge*.

Deux possibilités, l'une et l'autre vérifiées, se présentent suivant que le parent rouge est homo- (RR) ou hétérozygote (Rr^j).

a) *f. orange* \times *f. rouge homozygote*

Ce croisement $Rr^j \times RR$ doit donner 50% de formes rouges homozygotes RR et 50% de formes orange Rr^j . Deux de nos élevages (n^{os} 116 et 122, v. tableau V) donnent des résultats conformes à ces prévisions, dans chaque cas avec une remarquable approximation.

b) *f. orange* \times *f. rouge hétérozygote*

L'hétérozygotie des deux parents se traduit ici par l'apparition dans la descendance des trois types de coloration, rouge, orange et jaune dans la proportion 2: 1: 1 selon le schéma suivant:

$\begin{array}{c} \delta (\varphi) \\ \varphi (\delta) \end{array}$	R	r^J
R	RR rouge	Rr^J orange
r^j	Rr^j rouge	r^Jr^j jaune

d'où l'on voit que les formes rouges comprennent 50% d'homozygotes et 50% d'hétérozygotes et que tous les jaunes sont hétérozygotes.

TABLEAU V
Croisements f. orange \times f. rouge

Elevage n°	Origine de l'élevage	Accouplement du	Descendance				χ^2
			totale	rouge	orange	jaune	
116	a) <i>f. orange \times f. rouge homozygote</i> ♀ éph. rouge 109 \times ♂ orange 107	16.6.44	33	20 (16.5)	13 (16.5)	—	$(\chi^2_{1; 0.05} = 3.841)$ 1.484
122	♀ éph. rouge 116 \times ♂ éph. orange 116	4.6.45	70	32 (35)	38 (35)	—	0.514
117	b) <i>f. orange \times f. rouge hétérozygote</i> ♀ éph. rouge 109 \times ♂ éph. orange 107	13.6.44	49	26 (24.5)	16 (12.25)	7 (12.25)	$(\chi^2_{2; 0.05} = 5.991)$ 3.448
119	♀ peuc. rouge 113 \times ♂ peuc. orange 113	21.6.44	48	26 (24)	11 (12)	11 (12)	0.332
120	♀ éph. orange 110 \times ♂ éph. rouge 109	20.6.44	47	26 (23.5)	12 (11.75)	9 (11.75)	0.913

Dans les trois élevages réalisés (nos 117, 119 et 120, v. tableau V) les fréquences observées sont dans chaque cas conformes aux proportions mendéliennes.

3.2.4. *Croisements f. rouge \times f. jaune.*

Alors que nos précédentes conclusions (BOVEY, 1941) ne prévoyaient que deux possibilités de croisements de ce type ($RR \times rr$ et $Rr \times rr$), l'existence de deux allélomorphes pour le jaune porte à six le nombre de ces combinaisons dont trois seulement ont pu être réalisées dans nos élevages.

a) *f. rouge pure* × *f. jaune fort pure*

Le génotype homozygote jaune fort ($r^J r^J$) reconstitué par le croisement *f. orange* × *f. orange* ($Rr^J \times Rr^J$) où il apparaît dans la proportion de 25% (voir § 3.2.1., p. 203) doit donner avec une forme rouge homozygote une descendance composée exclusivement de formes orange. De 1946 à 1950, nous avons réalisé neuf croisements de ce type qui nous ont donné, conformément aux prévisions, 331 papillons (188 ♂♂, 143 ♀♀) tous orange (v. tableau VI).

TABLEAU VI
Croisements f. rouge × *f. jaune*

Ele- vage n°	Origine de l'élevage	Accou- plement du	Descendance			
			totale	rouge	orange	jaune
	a) <i>f. rouge homozygote</i> × <i>f. jaune fort homozygote</i>					
139	♀ eph. rouge 122 × ♂ peuc. jaune 128	9.6.46	8	—	8	—
142	♀ eph. jaune 138 × ♂ eph. rouge 133	11.6.47	40	—	40	—
143	♀ eph. jaune 126 × ♂ eph. rouge 122	19.6.47	13	—	13	—
144	♀ eph. jaune 137 × ♂ eph. rouge Mar- tigny (Valais)	6.7.47	11	—	11	—
148	♀ peuc. jaune 140 × ♂ eph. rouge 133	5.6.48	44	—	44	—
149	♀ peuc. rouge 143 × ♂ eph. jaune 141	7.6.48	39	—	39	—
150	♀ eph. jaune 141 × ♂ peuc. rouge 146	13.6.48	38	—	38	—
151	♀ peuc. jaune 140 × ♂ eph. rouge Branson (Valais)	5.7.48	61	—	61	—
166	♀ peuc. rouge 157 × ♂ eph. jaune 158	11.6.50	77	—	77	—
	Total		331	—	331	—
	b) <i>f. rouge homozygote</i> × <i>f. jaune faible homozygote</i>					
63	♀ eph. jaune Fischamend (Autriche) × ♂ peuc. rouge Promenthoux (Vaud)	17.7.33	104	104	—	—
72	♀ eph. jaune 54 ¹ × ♂ eph. rouge 55 ²	.34	121	121	—	—
167	♀ peuc. rouge 157 ³ × ♂ eph. jaune 154 ¹	14.6.50	27	27	—	—
168	♀ peuc. rouge 157 ³ × ♂ eph. jaune 154 ¹	16.6.50	29	29	—	—
169	♀ eph. jaune 155 ¹ × ♂ peuc. rouge 157 ³	16.6.50	23	23	—	—
	Total		304	304	—	—
	c) <i>f. rouge hétérozygote</i> × <i>f. jaune hétérozygote</i>					
123	♀ peuc. rouge 113 × ♂ peuc. jaune 119	4.6.45	29	8 (7.25) ⁴	12 (7.25) ⁴	9 (14.50) ⁴
	$\chi^2 = 5.276$ p. $\chi^2_{2;0.05} = 5.991$					

¹ Souche jaune faible pur de Fischamend (Autriche).² Souche rouge pur de Martigny (Valais).³ Souche rouge pur de Lardy (S.-et-O.).⁴ Fréq. théorique p. 1: 1: 2.

b) *f. rouge pure* \times *f. jaune faible pure*

Le croisement est celui que nous avons réalisé à plusieurs reprises dans notre première étude (BOVEY, 1941) et qui nous avait conduit à postuler alors la dominance complète du rouge sur le jaune.

Le croisement d'une ♀ éphialtoïde jaune pure (*f. coronillae*) de Fischamend près de Vienne (Autriche) avec un ♂ peucedanoïde rouge pur (*f. peucedani*) de Promenthoux près de Nyon (Vaud, Suisse) (El. n° 63), celui d'une ♀ éphialtoïde jaune pure (*f. coronillae*) avec un ♂ éphialtoïde rouge pur (*f. ephialtes*) de Martigny (Valais, Suisse) (El. n° 72) ont donné une descendance entièrement rouge, composée dans le premier cas de 54 ♂♂ et 50 ♀♀ peucedanoïdes, en raison de la dominance du gène P, et dans le second cas de 66 ♂♂ et 55 ♀♀ éphialtoïdes (v. tableau VI), avec en F₂ la disjonction typique: 3 rouges/1 jaune (voir BOVEY, 1940, pp. 42-52).

En 1950, nous avons à nouveau réalisé trois croisements de ce type en utilisant un parent jaune de même provenance que dans les deux premiers cas, à savoir Fischamend près de Vienne, mais un parent peucedanoïde rouge non plus du pied du Jura vaudois, mais de Lardy près de Paris (Seine-et-Oise).

Ces trois élevages ont donné en 1951 et 1952 des résultats identiques aux précédents, à savoir une descendance entièrement rouge et, pour les raisons rappelées ci-dessus, peucedanoïde (v. tableau VI).

c) *f. rouge hétérozygote* \times *f. jaune hétérozygote*

Un seul croisement de ce type a pu être réalisé entre une ♀ peucedanoïde rouge de l'élevage 113 et un ♂ peucedanoïde jaune de l'élevage 119, auxquels leur origine conférait à chacun une nature hétérozygote pour les types de coloration, Rr^J pour la ♀, r^Jr^J pour le ♂.

Selon le schéma suivant:

♂ \ ♀	R	r ^J
r ^J	Rr ^J orange	r ^J r ^J jaune hétéroz.
r ^J	Rr ^J rouge	r ^J r ^J jaune faible

la descendance de ce croisement devait donner les trois types de coloration, rouge, orange et jaune dans la proportion 1:1:2.

Si les fréquences observées accusent un net excédent de formes orange et un déficit de formes jaunes par rapport à la distribution théorique (v. tableau VI), χ^2 est encore très légèrement inférieur à la valeur limite (5,991) correspondant à un coefficient de sécurité de 95%. Les deux distributions ne diffèrent pas significativement.

3.2.5. *Les formes orange bipunctata.*

Jusqu'à maintenant, aucune forme orange *bipunctata* n'a été capturée dans la nature. La présence d'un deuxième point à l'aile postérieure étant conditionnée par un gène (B) dominant sur *unipunctata* (b) (BOVEY, 1941), il apparaissait possible de réaliser en élevage la synthèse de telles formes correspondant à chacune des formes *unipunctata*. Dans une courte note (BOVEY, 1950), nous avons rendu compte de l'occurrence dans un élevage (n° 151) issu du croisement d'une ♀ peucédanoïde jaune fort (f. *icterica*) (Pp r^Jr^J bb) — d'une souche reconstituée à partir de descendants de deux parents orange — avec un ♂ éphialtoïde rouge *bipunctata* (f. *aemilii*) (pp RR Bb) capturé à Branson (Valais), de formes peucédanoïdes et éphialtoïdes orange *bipunctata*, le deuxième point de l'aile postérieure bien visible chez les f. éphialtoïdes apparaissant par transparence chez les peucédanoïdes où il est masqué par l'extension du pigment coloré. Ce deuxième point redevient visible chez les formes intermédiaires lorsque le pigment coloré régresse vers la base de l'aile postérieure. Les formes éphialtoïdes *bipunctata* rouges et jaunes étant décrites, nous avons nommé f. *mattheyi* et f. *burgeffi* les deux formes orange correspondantes, nous contentant de désigner les f. peucédanoïdes sous les noms de *prinzi*- et *aurantiaca-bipunctata* (BOVEY, 1950).

Un croisement ultérieur entre deux formes orange issues de cet élevage et plus fortement hétérozygotes que les parents de ce dernier nous ont donné toute la gamme des formes *uni*- et *bipunctata* des trois types de coloration. Les résultats de ces deux intéressants élevages sont résumés ci-après:

Elevage 151 (5.7.1948).

Parents: ♀ peucédanoïde jaune *unipunctata* (f. *icterica*) 140 ×
 ♂ éphialtoïde rouge *bipunctata* (f. *aemilii*) de Branson.

(♀ Pp r^Jr^J bb × ♂ pp RR Bb)

Phénotypes	a	α	a — α	$\frac{(a - \alpha)^2}{\alpha}$
Peuc. orange <i>unipunctata</i> . . .	18	15.25	+ 2.75	0.496
Peuc. orange <i>bipunctata</i> . . .	15	15.25	— 0.25	0.004
Eph. orange <i>unipunctata</i> . . .	10	15.25	— 5.25	1.807
Eph. orange <i>bipunctata</i> . . .	18	15.25	+ 2.75	0.496
Total . . .	61	61	$\chi^2 = 2.803$	

$$\chi^2_{3; 0.05} = 7.815$$

Elevage 158 (16.6.1949).

Parents: ♀ éphialtoïde orange *bipunctata* (f. *mattheyi*) 151 ×
 ♂ peucédanoïde *bipunctata* (f. *aurantiaca-bipunctata*) 151.

(♀ pp Rr^J Bb × ♂ Pp Rr^J Bb)

Phénotypes	a	α	a — α	$\frac{(a - \alpha)^2}{\alpha}$
Peuc. rouges <i>bipunctata</i> . . .	12	9.75	+ 2.25	0.519
Peuc. rouges <i>unipunctata</i> . . .	4	3.25	+ 0.75	0.173
Peuc. orange <i>bipunctata</i> . . .	23	19.50	+ 3.50	0.628
Peuc. orange <i>unipunctata</i> . . .	9	6.50	+ 2.50	0.962
Peuc. jaunes <i>bipunctata</i> . . .	8	9.75	— 1.75	0.314
Peuc. jaunes <i>unipunctata</i> . . .	4	3.25	+ 0.75	0.173
Eph. rouges <i>bipunctata</i> . . .	5	9.75	— 4.75	2.314
Eph. rouges <i>unipunctata</i> . . .	4	3.25	+ 0.75	0.173
Eph. orange <i>bipunctata</i> . . .	15	19.50	— 4.50	1.038
Eph. orange <i>unipunctata</i> . . .	7	6.50	+ 0.50	0.038
Eph. jaunes <i>bipunctata</i> . . .	11	9.75	+ 1.25	0.160
Eph. jaunes <i>unipunctata</i> . . .	2	3.25	— 1.25	0.481
Total . . .	104	104	$\chi^2 = 6.973$	

$$\chi^2_{11; 0.05} = 19.675$$

Dans ces deux intéressants élevages, les fréquences observées sont avec une très satisfaisante approximation conformes aux pro-

portions mendéliennes. Chaque type de coloration peut être ainsi représenté par la même gamme de formes principales au nombre de huit, chaque groupe peucedanoïde du tableau I (v. p. 198) comptant en fait, comme le groupe éphialtoïde correspondant, non pas deux, mais quatre formes, à savoir deux *unipunctata* et deux *bipunctata*. Ces dernières, apparemment semblables aux premières, laissent voir par transparence les deux points de l'aile postérieure, lesquels redeviennent visibles chez les formes intermédiaires lorsque le pigment noir réenvahit progressivement le champ alaire, à l'exception de leur surface (pl. hors texte, fig. 7 et 10).

Le complexe des formes principales du linnéon *Z. ephialtes* en comprend ainsi potentiellement vingt-quatre, parallèles trois à trois suivant la coloration, et dont huit n'ont jamais été observées dans la nature, du fait soit de leur très grande rareté, soit de l'absence dans les populations naturelles de l'un ou l'autre des gènes qui les conditionnent.

4. DISCUSSION DES RÉSULTATS

Il ressort clairement des croisements dont nous venons de présenter les résultats que les trois types de coloration sont conditionnées par une série de trois allélomorphes multiples, R (rouge), r^J (jaune fort) et r^j (jaune faible) qui donnent les combinaisons génotypiques suivantes:

Formes rouges: RR, Rr^j

Formes orange: Rr^J

Formes jaunes: r^Jr^J , r^Jr^j , r^jr^j .

Nous avons ainsi affaire à un cas de polyallélie, les deux génotypes jaunes, phénotypiquement semblables, donnant avec l'homozygote rouge, l'un un hybride rouge, l'autre un hybride intermédiaire orange.

Zygaena ephialtes permet ainsi, par ses types de coloration, de démontrer les deux cas de monohybridisme, avec hybride dominant et hybride intermédiaire.

L'existence de deux allélomorphes pour la coloration jaune ressort sans équivoque de l'examen de plusieurs des croisements

réalisés; elle est particulièrement attestée par l'apparition des trois types de coloration dans les élevages n^{os} 129 et 130 (f. orange \times f. jaune série *b*, page 204), 117, 119 et 120 (f. orange \times f. rouge, série *b*, page 206) et 123 (f. rouge \times f. jaune, série *b*, page 207).

Si l'on tient compte de la répartition du pigment coloré sur les ailes qui conduit à la différenciation des types peucédanoïde (PP) et éphialtoïde (pp), nous avons alors, correspondant aux six phénotypes, les dix-huit combinaisons génotypiques suivantes:

Peucédanoïdes rouges:	PPRR, PpRR PPRr ^{<i>J</i>} , PpRr ^{<i>J</i>}
Ephialtoïdes rouges:	ppRR, ppRr ^{<i>J</i>}
Peucédanoïdes orange:	PPRr ^{<i>J</i>} , PpRr ^{<i>J</i>}
Ephialtoïdes orange:	ppRr ^{<i>J</i>}
Peucédanoïdes jaunes:	PPr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>} , Ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>} PPr ^{<i>J</i>} r ^{<i>j</i>} , Ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>j</i>} PPr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>} , Ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>}
Ephialtoïdes jaunes:	ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>} , ppr ^{<i>j</i>} r ^{<i>J</i>} ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>j</i>} .

Au cours des nombreux croisements qu'il a effectués en Pologne, DRYJA (1959) a également obtenu des formes orange en utilisant comme souche un éphialtoïde jaune de Zaleszczyki en Podolie (URSS), l'autre parent étant un peucédanoïde rouge de Varsovie ou de Berlin, ce qui l'a conduit à postuler l'existence de deux gènes alléomorphes pour le jaune qu'il a désigné par les symboles f^+ et f , correspondant à r^J et r^j . S'il désigne par erreur f^+ comme dominant, le schéma de sa planche IV montre qu'il a correctement interprété les résultats en F_1 et F_2 de ce type de croisement.

A ne considérer que le pigment coloré, les formes orange correspondent donc toutes à un seul et unique génotype hétérozygote, ce qui explique leur étroite localisation au sein de populations où coexistent des formes rouges et des formes jaunes porteuses du gène r^J .

En raison de la grande rareté des formes peucédanoïdes jaunes qui n'existent nulle part en populations pures, ce sont les éphialtoïdes jaunes qui constituent principalement le réservoir du gène r^J .

En fonction de sa présence, des formes orange pourront ainsi apparaître:

1. dans des stations purement éphialtoïdes où volent des formes rouges et jaunes;
2. dans des stations à populations très mélangées de la zone de chevauchement des aires du complexe éphialtoïde méridional et du complexe peucédanoïde rouge septentrional, limité au sud par l'isotherme annuel de $+ 9^{\circ} \text{C}$ (REICHL, 1958).

Les données faunistiques disponibles et l'examen des collections où *Z. ephialtes* est bien représentée font ressortir la grande rareté des formes orange dans la nature. Dans la plupart des grands musées d'Europe, elles ne s'y trouvent représentées qu'en quelques individus et le nombre des stations où elles ont été observées est relativement limité.

Correspondant à la première possibilité, signalons le cas de la petite station de Branson près de Martigny en Valais où nous avons, pour la première fois en Suisse, découvert les *f. pseudocoronillae* et *pseudotrigonellae* en 1948. HOLIK et SHELJUZHKO (1958) relèvent par ailleurs leur présence, dans des conditions identiques, aux environs de Charkov et de Nikolajev en Ukraine orientale et méridionale. Mais dans la majorité des cas connus, les formes orange, peucédanoïdes et éphialtoïdes, ont été observées au sein de populations correspondant à la seconde possibilité, notamment en Basse-Autriche¹, en Carinthie, en Styrie, en Moravie, en Bohême, en Slovaquie, en Pologne méridionale, en Podolie (URSS).

Si, dans ces dernières populations, les *f. orange* peucédanoïdes, très frappantes à l'état frais et très distinctes des peucédanoïdes rouges et jaunes, sont de bons indicateurs de la présence du gène jaune fort (r^J), il n'en va pas de même dans les populations exclusivement éphialtoïdes. La localisation du pigment coloré sur les taches basales de l'aile antérieure et l'anneau de l'abdomen rend la distinction difficile si l'on ne dispose pas d'individus très frais. Cela est attesté par le fait que ces formes orange ont échappé à l'attention dans la station de Branson, connue des lépidoptéristes

¹ Dans une contribution à la faune lépidoptérologique d'Herzogenburg en Basse-Autriche, SCHWINGENSCHUSS (1952) fait part de sa surprise d'avoir capturé les *f. aurantiaca* et *prinzi* dans une population mélangée où il n'a pas trouvé de formes jaunes. Si ces deux formes étaient d'authentiques types orange, des *f. jaunes* devaient y exister qui y ont probablement passé inaperçues en raison d'une exploration insuffisante.

depuis longtemps et explorée en particulier par FAVRE (1899) et par WULLSCHLEGEL dont les récoltes aux environs de Martigny ont approvisionné à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle de nombreuses collections. Il est probable que des formes orange doivent apparaître dans d'autres populations mixtes de l'aire des éphialtoïdes.

La grande rareté des formes orange dans les populations où elles sont apparues résulte-t-elle d'une faible fréquence de l'allèle r^J ou d'une moindre vigueur des hétérozygotes Rr^J conduisant à une forte élimination par la sélection naturelle ? Seul un examen de l'aspect écologique de la génétique de cette intéressante espèce permettrait d'y répondre.

De nos conclusions sur le déterminisme de la coloration orange chez *Z. ephialtes*, il ressort que le polymorphisme génétique de cette intéressante espèce est plus complexe que ne le laissaient prévoir nos premiers résultats (1941). De ceux de plusieurs des croisements effectués par DRYJA en Pologne, il semble d'autre part ressortir que l'extension du pigment coloré sur les ailes qui conduit au type peucédanoïde relève aussi d'un déterminisme polyallélique. C'est ainsi qu'en F_1 et F_2 des deux croisements :

♂ *éphialtoïde jaune* (Merano) \times ♀ *peucédanoïde rouge* (Berlin)
et

♀ *éphialtoïde jaune* (Merano) \times ♂ *peucédanoïde rouge* (Lublin),

les hétérozygotes peucédanoïdes ont été du même type que le parent ♀ dans le premier cas, avec dominance complète de P, d'un type intermédiaire correspondant aux f. *metzgeri* et *günneri* pour les rouges, *nigroaesus* et *nigroicterica* pour les jaunes dans le second cas, ce qui a conduit DRYJA (1959) à postuler l'existence de deux allèles P^I et P^{II} , respectivement dominant et semi-dominant sur p.

Le nombre des taches des ailes relevant également d'un déterminisme génétique, on mesure le degré de complexité du polymorphisme balancé qui confère à cette intéressante espèce une place à part dans le genre *Zygaena* et parmi les lépidoptères en général. Nous avons affaire à un bel exemple de « ratio-cline » polymorphe (FORD, 1955) et il serait souhaitable, qu'à l'exemple de DRYJA, soient multipliées les expériences de croisement entre individus de diverses populations ou races, afin de fournir des bases

plus solides à une analyse de la répartition des allèles et de leur fréquence dans les populations naturelles¹. Comme le remarque par ailleurs FORD (1964), *Zygaena ephialtes* constituerait « un admirable matériel » pour une étude de génétique écologique, s'il était possible de sélectionner des lignées évoluant en un an ou de trouver un moyen de rompre les diapauses larvaires pour en accélérer le développement.

Alors que les formes rouges homo- et hétérozygotes sont caractérisées par une assez grande homogénéité de la pigmentation des écailles colorées — parfois plus ou moins mêlées d'écailles blanches — des taches des ailes antérieures et du champ de l'aile postérieure des formes peucedanoides ou des taches basales des ailes antérieures des formes éphialtoïdes, la teinte orangée chez les hétérozygotes Rr^J résulte d'un mélange d'écailles dont la coloration va du jaune-orange clair à l'orange foncé ou au rose, les écailles les plus claires étant toutefois d'un ton plus foncé que celles des formes jaunes.

Il semble ressortir de ce fait d'observation que la coloration orange résulte d'un mélange des pigments rouge et jaune, avec prédominance plus ou moins forte dans les écailles de l'un ou de l'autre, ce que seule permettrait de confirmer, ou d'infirmer, l'analyse de ces pigments dont la nature chimique nous est encore inconnue².

ZUSAMMENFASSUNG

Die auffallend polymorphe Art *Zygaena ephialtes* (L.) ist in ihrem Verbreitungsgebiet durch drei Farbvarianten, rot, orange und gelb, vertreten, die sich bei den zwei Mustertypen, peucedanoid und ephialtoid, manifestieren können. Eine weitere Variabilität betrifft die Zahl der Flecken auf den Flügeln.

Die drei Farbvarianten sind durch drei multiple Allele R (rot), r^J (stark gelb) und r^j (schwach gelb) bedingt, welche die folgenden genotypischen Kombinationen ergeben:

¹ Voir à ce sujet: DE LATTIN (1952) et REICHL (1958).

² Pensant avoir affaire à des ptérines, nous avons soumis des échantillons d'ailes des divers génotypes à notre collègue, le professeur M. Viscontini, de l'Institut de Chimie organique de l'Université de Zurich, que nous remercions de son obligeance. Il a reconnu que ces pigments se rattachent à une autre catégorie que les ptérines, laquelle reste à déterminer.

RR, Rr^J = rote Formen
 Rr^J = orange Formen
 r^Jr^J, r^Jr^j, r^Jr^j = gelbe Formen.

Die zwei gelben Homozygoten r^Jr^J und r^Jr^j sind phänotypisch gleich; sie unterscheiden sich nur durch die Valenz der beiden Allele.

Die ausschliesslich heterozygoten orangen Formen können also in der Natur nur in Mischpopulationen auftreten, in denen rote und gelbe Formen — letzere Träger des Allels r^J — vorhanden sind. Unter solchen Verhältnissen sind sie aber sehr selten. Sie wurden besonders im mittleren Teil Zentral- und Osteuropas beobachtet, wo die nördlichen rot-peucedanoiden und die südlichen gelb-ephialtoiden Formen gemeinsam vorkommen, nämlich in Niederösterreich, Kärnten, Steiermark, Mähren, Böhmen, Süd-Polen und Podolien (USSR), sowie auch in einigen rein ephialtoiden rot/gelb-Mischpopulationen (Wallis, Süd-Russland).

Die orangen *ephialtes*-Formen können in derselben Formen-Reihe wie die roten und gelben auftreten (s. Tab. I). Wir haben durch Kreuzungen ephialtoide und peucedanoide *bipunctata*-Formen erzeugt, die in der Natur noch nicht festgestellt wurden, nämlich die f. *mattheyi*, *burgeffi*, *prinzi-bipunctata* und *auriantica bipunctata* (s. Farbtafel).

Die Pigmente der drei Farbvarianten sind nicht Pterine; ihre chemische Zusammensetzung ist noch unbekannt.

SUMMARY

Zygaena ephialtes (L.), a rather polymorphic species may be divided in the two main types, the *peucedanoide* and the *ephialtoide* type, which may be further divided in different forms by the number of spots on their wings. All these forms exist in three colour variations: red, orange and yellow. The colouration is genetically controlled by three multiple alleles: R = red, r^J = strong yellow, r^j = weak yellow. R is dominant over r^j , whereas R and r^J are semi-dominant, producing intermediate phenotypes. In homozygous condition the two yellow alleles r^J and r^j produce identical phenotypes. The same is true for the heterozygote r^Jr^j .

Thus r^J and r^j differ only in their dominance toward R. The three colour forms are therefore produced by the following genotypic combinations:

red forms = RR, Rr^J
 orange forms = Rr^j
 yellow forms = r^Jr^J , r^Jr^j , r^jr^j .

In nature the exclusively heterozygote orange forms exists only in mixed populations, together with red and yellow forms. Orange forms are rather rare. They have been observed in the middle region of Eastern Europe, i.e. lower Austria, Carinthia, Styria, Moravia, Bohemia, southern Poland and Podolia (USSR), where the northern red-peucedanoide forms coexist with the southern yellow-ephialtoide forms, and in some pure ephialtoide red-yellow mixed populations in southern Russia and the Valais (Switzerland).

Orange *ephialtes* forms may be arranged in the same sequence as the red and yellow forms (table 1).

By crossing, we produced ephialtoide and peucedanoide *bipunctata* forms, not yet found in nature, i.e. the forms *mattheyi*, *burgeffi*, *prinzi-bipunctata* and *aurantiaca-bipunctata* (see colour plate).

The coloured pigments are not pterines; their chemical nature, however, is still unknown.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERTI, B. 1958-59. *Über den stammesgeschichtlichen Aufbau der Gattung Zygaena F. und ihrer Vorstufen (Insecta, Lepidoptera)*. Mitt. Zool. Mus. Berlin 34: 245-396; 35: 203-242.
- BOVEY, P. 1941. *Contribution à l'étude génétique et biogéographique de Zygaena ephialtes L. (Lep. Zygaenidae)*. Rev. suisse Zool 48: 1-90.
- 1942. *Apparition de formes orangées dans un croisement inter-racial de Zygaena ephialtes L.* Arch. Julius Klaus-Stiftung XVII: 432-433.
- 1948. *Déterminisme génétique des formes orange chez Zygaena ephialtes L.* Arch. Julius Klaus-Stiftung XXIII: 499-205.
- 1950. *Deux formes nouvelles de Zygaena ephialtes L. obtenues par croisement.* Arch. Julius Klaus-Stiftung XXV: 35-38.
- BURGEFF, H. 1921. *Polymorphismus und Erblichkeit bei Zygaena ephialtes L.* Ent. Zeitschr. Frankfurt am M. XXXV: 6 S.

- DRYJA, A. 1959. *Badania nad polimorfizmem krasnika zmiennego (Zygaena ephialtes L.)*. 1 vol. 402 pp., Pantwowe wydawnictwo naukowe, Warszawa.
- FAVRE, E. 1899. *Faune des macrolépidoptères du Valais et des régions limitrophes*. 1 vol. 418 pp., Schaffhouse.
- FORD, E. B. 1955. *Moths*. New Naturalist Series. London, Collins & Co.
- 1964. *Ecological genetics*. Methuen & Co. London.
- FORSTER, W. und WOHLFARTH, Th. A. 1960. *Die Schmetterlinge Mitteleuropas*. Bd. III. Franckh-Stuttgart.
- HIRSCHKE, 1904. *Über zwei neue Formen der Zygaena ephialtes L.* XIV. J. Ber. Wiener Ent. Ver.: 57-58.
- 1906. *Neue Zygaenen-Formen*. XVI. J. Ber. Wiener Ent. Ver.: 93-95.
- HOLIK, O. 1929. *Die Zygaenen Böhmens*. In STERNECK, J.: Podromus der Schmetterlinge Böhmens: 228-241.
- 1939. *Rassenanalytische Untersuchungen an den in Polen vorkommenden Arten der Gattung Zygaena Fabr. (Lepidoptera)*. Ann. Mus. Polonici XII: 1-144.
- HOLIK, O. und SHELJUZHKO, L. 1958. *Über die Zygaenen-Fauna Osteuropas, Kleinasien, Irans, Zentralasiens und Sibiriens*. Mitt. Münchener Ent. Ges. XLVIII: 234-253.
- KITT, M. 1912. *Über die Lepidopterenfauna des Ötztales*. Verh. zool. bot. Ges. Wien LXII: 320-416.
- LATTIN, G. de. 1952. *Allelhäufigkeit und Rassenbildung bei Anthocera (= Zygaena) ephialtes L. (Lep.)*. Verh. Deutsche Zool. Ges. in Freiburg 1952: 452-460.
- OCHSENHEIMER, F. 1808. *Die Schmetterlinge von Europa*, II: 75. Leipzig.
- POVOLNY, D. & GREGOR, F. 1946. *Vretenusky (Zygaena Fab.) v zemi Moravskoslezské*. Entomol. listu 12: 1-97.
- REICHL, E. R. 1958/59. *Zygaena ephialtes L. I. Formenverteilung und Rassengrenzen im niederösterreichischen Raum*. Z. Wiener Ent. Ges. 43: 250-265.
- II. *Versuch einer Deutung der Rassen- und Formenverteilung auf populationsgenetischer Basis*. Id. 44: 50-64.
- REISS, H. 1930. *Zygaenidae* in SEITZ, A., *Die Grossschmetterlinge der Erde*. Supplement zu Bd. 2. Stuttgart.
- SCHWINGENSCHUSS, Z. 1952. *Kleiner Beitrag zur Lepidopterenfauna von Herzogenburg und Umgebung*. Z. Wiener Ent. Ges. 37: 172.
- TURNER, J. 1948. *Die Schmetterlinge Kärntens und Osttirols*. X. Sonderheft der Carinthia II. Mitt. Naturw. Ver. Kärnten.
- VORBRÖDT, K. und MUELLER-RUTZ, J. 1914. *Die Schmetterlinge der Schweiz*, II. Band, Bern, Verlag K. J. Wyss.